Über die Nutationen und Wachsthumsrichtungen der Keimpflanzen.

Von **Franz Rimmer.**

(Arbeiten des pflanzenphysiol. Institutes der Wiener Universität. XXVIII.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 8. Mai 1884.)

Begriff der Nutation.

Du Hamel[1] nennt die geneigte Lage der Stämme gegen das Licht, das Wenden der Blumen nach der Stellung der Sonne, Nutation. Dies Nicken erfolgt nach einer Verkürzung der Zellen auf der beleuchteten Seite.[2]

De Candolle bezeichnet in gleicher Weise die Bewegungen der Blume oder des Blüthenköpfchens nach dem scheinbaren Gange der Sonne als Nutation. Über die Ursache spricht er sich genauer aus. Die Schattenseite wächst stärker, das Gewicht der Blume oder des Blüthenstandes übt seinen Einfluss aus, dazu tritt die leichtere Dehnbarkeit in Folge der krautigen Beschaffenheit des Stengels.[3]

Auch J. Sachs[4] fasst unter Nutationen Krümmungen auf, die durch ungleiches Längenwachsthum eines Organes bewirkt werden, unterscheidet zwischen spontaner, bei der nur zwei Seiten des Organes sich verschieden verhalten — Dicotylenkeimlinge — und rotirender oder revolutiver, bei der das stärkere Längenwachsthum die Axe nach und nach umläuft — Stengel schlingender Pflanzen.

---

1 Du Hamel du Monceau, Naturgeschichte der Bäume, ins Deutsche übersetzt von Schellenbach. II. Bd. pag. 116.

2 l. c. pag. 117.

3 De Candolle A. P. Pflanzenphysiologie, übers. v. Roeper. II. Bd. pag. 606 ff.

4 J. Sachs Lehrbuch III. Aufl. pag. 757.

Nutationsbewegungen bilateraler Seitenorgane mit der Mediane des Organes zusammenfallend, sind nach de Vries[1] auch longitudinale Epinastie und Hyponastie, je nachdem die Ober- oder Unterseite im Längenwachsthume gefördert wird.

Eine genaue Charakteristik und Zusammenfassung der gesammten fraglichen Erscheinungen hat erst J. Wiesner[2] gegeben.

Dieser Autor fasst alle jene Bewegungen, welche die ungleichseitige Längenzunahme begleiten, als Nutationen auf, nennt die von äusseren Kräften: Licht, Schwere, Zug, Druck, einseitiger Feuchtigkeit etc.... abhängigen paratonische oder receptive, im Gegensatze dazu stehen die spontanen Formen, welche durch die innere Organisation bedingt werden. Zur letzten Gruppe gehören die einfache Nutation, die Keimlinge zeigen, z. B. *Abies excelsa*, *Linum*, wo beständig ein und dieselbe Seite des Organes stärker wächst als die Gegenseite, und die undulirende, die den meisten Dicotylensämlingen eigen ist, auf einem doppelten Wechsel der Wachsthumsintensität beruhend. Steigt die einseitige Förderung in einer Schraubenlinie an dem Organe aufwärts, so führt dies zur revolutiven Nutation, die mit der vorigen durch Übergänge verbunden ist. Eine noch fragliche Form bilden gewisse monopodiale Sprosse, z. B. von Linde, Erle, *Vicia Cracca, sepium* u. a. dar; stets ist das eine Internodium am Grunde winkelig an das frühere angefügt, wobei die dem Blatte zugekehrte Seite die convexe ist.

Mit Rücksicht auf die historische Entwicklung des Begriffes der Nutation und den Umstand, dass die einzelnen Formen derselben nicht strenge geschieden werden können sondern durch Übergänge verbunden sind, erscheint es unberechtigt, wenn S. Schwendener[3] den Begriff neuerdings zu beschränken sucht auf die Schraubenwindungen schlingender Sprosse, „deren

[1] H. de Vries. Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg 1871, pag. 223 ff.

[2] J. Wiesner. Die undulirende Nutation der Internodien, Sep. aus Sitzber. d. k. Akad. d. Wissensch. math. nat. Cl. Bd. 77. — Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1882. pag. 149 ff.

[3] S. Schwendener. Zur Kenntniss der Schraubenwindungen schlingender Sprosse. Pringsheim's Jahrbücher f. wiss. Botanik. XIII. Bd. pag. 372 ff.

wesentliches Kennzeichen neben der periodischen Wiederkehr dies ist, dass sie keine bleibende Wirkung hinterlässt." Das letzte Merkmal passt ja auch auf die einfache und undulirende Nutation.

Darwin[1] versucht alle Nutationen als Modificationen des den Pflanzen innewohnenden Bewegungsvermögens, der Circumnutation, aufzufassen, bedingt durch innere und äussere Reize. In den nachfolgenden Zeilen wird die Terminologie Wiesner's Anwendung finden.

Präcisirung der Aufgabe.

Bisher hatte man, mit Ausnahme vereinzelter Fälle, die einfache und die S-förmige Krümmung bei Keimlingen als rein spontane Erscheinungen angesehen. Da jedoch durch de Vries und J. Wiesner mehrfach der Beweis geliefert wurde, dass sich mehrere Factoren combiniren können, um einem Organe eine bestimmte Orientirung zu geben, so schien es wissenschaftlich berechtigt, von dem gleichen Gesichtspunkte aus die Nutationen des Epicotyles und Hypocotyles zu prüfen.

I.

Die einfache Nutation des Hypocotyles.

Wenn Samen von dicotylen Gewächsen keimen, durchbricht der Hypocotyle oder Epicotyle die Erde, an der Spitze einen Bogen bildend. Durch einige Zeit liegen die Cotylen der Keimaxe parallel an oder neigen sich schief gegen dieselbe, anfangs unter kleineren Winkeln, zu einem Maximum der Divergenz ansteigend, bis durch eine rückgängige Bewegung das Organ gerade wird. Die Neigungsebene der Spitze wird auf die Berührungsfläche der Cotylen bezogen, für welche der Ausdruck Medianebene vorgeschlagen wurde;[2] die concave Seite ist die vordere, die convexe

---

[1] Darwin Ch., Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übers. von Carus. Stuttgart 1881.

[2] Dr. G. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze. Wien 1877. pag. 69 ff. (Ich behalte den wenig passenden Terminus der Mediane bei, um in Übereinstimmung mit den früheren Autoren zu sein).

die Hinterseite; dieser Unterschied ist lediglich ein physiologischer.

Bei manchen Pflanzenarten sind die Cotylen, welche emporgehoben werden, sehr voluminös und wegen der reichlich angehäuften Reservestoffe von nicht unbeträchtlichem Gewichte; sie vermögen der Geradestreckung einen Widerstand entgegenzusetzen und so die Nutation zu beeinflussen. Zuerst hat G. Haberlandt[1] bei *Helianthus* mit besonderem Nachdrucke auf den Einfluss, welchen die Cotylen und das Pericarp bei der Nutation ausüben, hingewiesen.

Auf Grund einiger Versuche behauptet er, dass die Nutation des Hypocotyles der genannten Pflanze blos eine Belastungserscheinung sei.

G. Haberlandt beobachtete, dass die Ebene, in der sich die Nutation bei *Helianthus* vollzieht, verschieden liegt; sie kann mit der Mediane der Cotylen zusammenfallen, normal oder schief dazu stehen.

Er befestigte zwei vollkommen gerade Keimlinge von *Helianthus* so, dass die Mediane der Cotylen bei dem einen vertical, bei dem anderen horizontal lag. Nach 24^h zeigte jedes Object zwei Krümmungen; an der Spitze war die convexe Seite nach aufwärts gerichtet, knapp an der Basis sah die Concavität aufwärts. Durch den Umstand, dass die natürliche Lage der Nutationsebene überhaupt variabel ist, verliert der Versuch an Beweiskraft. Ein weiteres Bedenken kommt hinzu, wenn man daran geht den Versuch zu wiederholen.

Legt man vollkommen gerade Keimlinge horizontal, so tritt negativ geotropische Krümmung ein, die von der Spitze nach der Basis rückt.[2]

Diesen begünstigten Geotropismus hatten die Cotylen erst zu überwinden, um sich nach abwärts krümmen zu können. Nach $1^1/_2-2^h$ macht sich bei horizontaler Stellung des Keimlings die erste geotropische Wirkung geltend, d. h. sie richtet den obersten Theil vertical; wodurch unterscheidet sich aber dann dieser Keimling von jenem, der von Anfang her vertical steht?

---

1 G. Haberlandt l. c. pag. 72, 73.

2 Darauf wies J. Sachs hin, Flora 1873, pag. 327.

Ich stellte nach Haberlandt's Angabe die Keimlinge auf; bei *a)* lag die Mediane vertical, bei *b)* horizontal.

a) Länge des Hypocotyles = 2·3 Ctm., Nutation 10°,
b) „ „ „ = 1·8 „ „ 0°.

Nach Ablauf von nahezu 2 Stunden waren beide gegen den Horizont um 30° geneigt, aber die Nutation änderte sich in derselben Zeit nicht. Nach 24 Stunden bestand an der Basis eine geotropische Krümmung, die Nutation blieb wie am Vortage bestehen. Nach weiteren 24 Stunden nutirte *a)* 30° in der Mediane, *b)* 20° in derselben Ebene; als *a)* 6·1 Ctm. erreicht hatte, war die Nutation auf 90° gestiegen, die Mediane der Cotylen schief gegen die Verticale gerichtet; bei *b)*, dessen Länge 5·4 Ctm. war, betrug die Nutation in der verticalen Mediane 90°. Versuche mit acht anderen Keimpflanzen ergaben dasselbe Resultat, dass horizontal gestellte sich so verhalten wie jene, welche immer in verticaler Stellung verharren.

Derselbe Autor fixirte einen geraden Keimling von 1·2 Ctm. im dunstgesättigten Raume so, dass die Keimaxe vertical nach abwärts gerichtet war. Auch hier war nach 24 Stunden keine Krümmung eingetreten.

Ich hatte mit 14 Keimlingen den Versuch wiederholt und fand bei 11 eine Krümmung dort, wo bei den Controlobjecten die einfache Nutation erschien, meist 20—30° betragend, vereinzelt sogar 50°; die Nutationsebenen lagen verschieden. Es ist klar, dass die in diesem Falle auftretende Nutation durch die sich beständig vergrössernde Last des Hypocotyles vermindert wird, mithin gar keine einfache Erscheinung vorliegt.

War der Gedanke Haberlandt's richtig, dass Belastung die Nutation bedinge, so musste umgekehrt durch Entlastung die Nutation zu vermindern sein. Haberlandt schnitt also den Keimlingen die Cotylen weg. Merkwürdigerweise fand er die Krümmung nur noch stärker und hielt sie für eine „Nachwirkung der Schwere". Auch diesem Versuche kann ich keine Bedeutung zuschreiben.

Durch das Abtragen der Cotylen wird in zweifacher Weise die Wachsthumsfähigkeit des Hypocotyles alterirt; einmal werden die Reservestoffe, die nur allmälig in die Keimaxe einwandern,

entfernt, zweitens bedingt das Verwunden eines Organes an sich schon Veränderungen, wie durch Wiesner[1] dargelegt wurde.

Dieser Forscher zeigte, dass bei *Helianthus annuus* durch Wegschneiden der Spitze das Wachsthum beträchtlich vermindert oder gänzlich sistirt wird. Im Zusammenhange damit muss auch die Reactionsfähigkeit sich ändern.

Sechs Keimlinge, denen die Cotylen genommen wurden, zeigten keine Veränderung der Nutation, die bei den Längen 2·5 Ctm., 3 Ctm., 3 Ctm., 3·2 Ctm., 3·4 Ctm., 4 Ctm. 180° betrug. Bei einem Versuche mit längeren Hypocotylen (5·7 Ctm., 6 Ctm., 6·2 Ctm.) betrug vor der Decapitirung die Nutation 180°, nach derselben bei den ersten zwei 130°, beim dritten 180°. Die Verminderung kann durch die Annahme erklärt werden, dass in Folge der beseitigten Last die Zellwände an der in Druck befindlichen Unterseite noch elastisches Dehnungsvermögen besassen. Haberlandt nennt die von ihm beobachtete Verstärkung der Nutation eine Nachwirkung der Schwere, wiewohl mit demselben Ausdrucke bislang eine ganz andere physiologische Erscheinung bezeichnet wurde. Wird z. B. der Hypocotyle eines *Helianthus* eine Stunde horizontal gelegt und in noch geradem Zustande vertical gestellt, so tritt nach etwa zwei Stunden eine Krümmung im Sinne der ersten Aufstellung ein; dies ist Nachwirkung der Schwere.

Was nun Haberlandt beobachtete, darf diesen Namen gar nicht tragen. Es wäre noch, die Richtigkeit seiner Beobachtung vorausgesetzt, das anzunehmen möglich, dass durch Zug das Wachsthum an der convexen Seite begünstigt wird und dies über die unmittelbare Wirkung der dehnenden Last andauert.

Es hat nämlich Wiesner[2] schlagend bewiesen, wie durch Zug Wachsthum eingeleitet und eine Krümmung hervorgebracht wird. Kressekeimlinge, welche auf einem Drehwerke der einseitigen Wirkung der Schwere entzogen wachsend, der Normalflamme gegenüberstanden, waren im unteren Theile ganz gerade;

---

[1] J. Wiesner. Das Bewegungsvermögen, pag. 64.

[2] J. Wiesner. Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. I. Th. Separatabd. aus dem 39. Bd. d. Denkschriften d. kais. Akad. d. Wiss. pag. 56 ff.

gleich entfernt ruhende neigten sich in einem scharfen Bogen der Lichtquelle zu; der auf der Schattenseite sich einstellende Zug inducirte hier ein stärkeres Wachsthum; bei den rotirenden Keimpflanzen änderte sich bei jeder Umdrehung der Zug in Druck, daher musste die Krümmung ausbleiben. Auf eine Induction kann auch aus diesem Versuche nicht geschlossen werden und es spricht somit alles Vorgebrachte gegen Haberlandt.

Nach einer anderen Ansicht, die M. Wyplel[1] äusserte, ist die Nutation des hypocotylen Stengelgliedes vieler Pflanzen, deren Samen beziehungsweise Früchte den von *Helianthus* ähnlich sind, spontan, weil mit der Spitze nach abwärts gesetzte Früchte Keimlinge liefern, die schon im Boden nutiren und die Erde vor sich wegdrängen.

Wird die Wirkung der Schwerkraft durch Rotiren um eine horizontale Axe aufgehoben, so nutiren dennoch die Keimlinge, auch dann, wenn bei ruhenden dem Gewichte der Cotylen und des Pericarps ein ebenso grosses oder mehrfach grösseres, künstlich angebrachtes Gewicht entgegenwirkt. Die Nutationsebene der Keimlinge ist unabhängig von ihrer Mediane und kann durch die Lage der Früchte beeinflusst werden.

Mehrere dieser Versuche werden im folgenden Theile erledigt werden, hier füge ich noch Jean Dufour's[2] Meinung über denselben Gegenstand an. Er wiederholte den zweiten Versuch Haberlandt's und sah immer eine Krümmung eintreten. Die Nutation wird von Licht und Schwerkraft nicht beeinflusst. 2—3 Tage alte decapitirte Keimlinge von *Helianthus* zeigen stets die habituelle Nutation.[3] Am Klinostaten erscheint eine starke Nutation.

Die ganze Erscheinung ist spontan und auf Vorgänge im Protoplasma zurückzuführen. Der Hypocotyl hat wahrscheinlich kleine Unregelmässigkeiten im Wachsthum, welche die Cotylen

---

[1] M. Wyplel, Beiträge zur näheren Kenntniss der Nutation. Sep. d. Öst. Bot. Zeitschr. 1879. Nr. 1, 2, pag. 6, 11, 12, 15.

[2] Jean Dufour, Etudes d'anatomies et physiologie végétale. Diss. inaug. Laus. 1882. pag. 28, 36.

[3] l. c. pag. 32. Id. bemerkt gegenüber Haberlandt: „l'influence sur l'accroissement d'un poids donné est perçu par la plante d'une façon absolument médiate.“

von einer Seite auf die andere bringen: „ils font alors sentir leur poids et influencent la nutation.“ [1]

Sind die Nutationen thatsächlich spontane, so müssen sie unverändert bei jeder Lage der Samen, beziehungsweise Früchte erscheinen.

Wiesner[2] hatte die Beobachtung gemacht, dass Samen von *Linum* mit dem Wurzelende nach abwärts in den Boden gesteckt, Keimlinge ohne Nutation lieferten. Wyplel[3] senkte Früchte von *Helianthus* zur Hälfte in die Erde und erhielt nutirende Keimlinge. Darwin[4] liess Samen von *Cucurbita ovifera* in Torf in einer Tiefe von 1″ in senkrechter Stellung gepflanzt keimen, mit dem Ende, aus welchem das Würzelchen vordringt, abwärts; dessenungeachtet krümmte sich der Hypocotyle, die Cotylen wurden in einem Bogen über die Oberfläche gezogen; schliesslich streckte sich der Hypocotyle gerade.

Ich setzte Früchte von *Helianthus annuus* mit dem Wurzelende nach abwärts so in feine Erde, dass die Rückenfläche im Niveau des Keimbodens lag.

Bei einem Versuche mit 9 Keimlingen ergab sich Folgendes:

1·3 Ctm. Nut. 0°,	1·5 Ctm. . . . 90°,	1·2 Ctm. . . . 0°,
1·5 „ . . . 10°,	1·4 „ . . . 0°,	1·2 „ . . . 10°,
1·7 „ . . . 90°,	1·3 „ . . . 10°,	1·2 „ . . . 30°;

bei einer grösseren Länge nutirten dieselben Keimlinge:

3·9 Ctm. . . . 40°,	4 Ctm. . . . 80°,	2·6 Ctm. . . . 30°,
3·6 „ . . . 45°,	2·4 „ . . . 45°,	2·3 „ . . . 10°,
4·2 „ . . . 90°,	2·8 „ . . . 40°,	2·6 „ . . . 90°;

nach weiterem Wachsthume:

9 Ctm. . . . 30°,	10 Ctm. . . . 90°,	6 Ctm. . . . 30°,
8·5 „ . . . 90°,	5·6 „ . . . 45°,	4·1 „ . . . 10°,
10·3 „ . . . 90°,	7 „ . . . 30°,	7·1 „ . . . 90°.

---

[1] Jean Dufour, l. c. pag. 36.

[2] J. Wiesner. Die undulirende Nutation der Internodien, pag. 40.

[3] Wyplel, Ö. B. Z. 1879. Nr. 1.

[4] Ch. Darwin. Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, pag. 74 ff.

Früchte in horizontaler Lage lieferten Keimlinge mit weit stärkeren Nutationen, die bei den jüngsten noch auf 90°, selbst 180° stieg; auch Schlingenbildung trat ein. Bei einer Aussaat von 12 Früchten, die vertical im Boden ruhten, fanden sich zwei Keimlinge, die während des ganzen Wachsthums überhaupt nicht nutirten, während bei den anderen die Nutation zwischen 20° und 90° schwankte. Die Länge der Hypocotyle bei Beendigung des Versuches war 6—8·4 Ctm.

Aus verticalen Samen von *Cucurbita Pepo* wuchsen Keimlinge, die bis zu 3—4 Ctm. gerade blieben, später nutirten die meisten, wenn auch geringer als die Controlpflanzen, deren Samen flach auf dem Boden lag; unter grösseren Aussaaten können auch hier vereinzelte immer gerade bleiben.

Es wurden Früchte von *Helianthus* vertical in einen mit feiner Erde gefüllten Topf gesetzt, dieser umgekehrt aufgehängt; ein zweiter Topf verblieb in normaler Stellung. Im ersten Falle bog sich der Hypocotyle in Folge negativen Geotropismus aufwärts, konnte jedoch die Horizontale nicht überschreiten, da der Boden des Topfes dies verhinderte. Bei 10 darauf geprüften Keimlingen wurde ausnahmslose eine Nutation beobachtet; die Cotylen waren anfangs vertical abwärts gerichtet, kreuzten sich später mit der Lothlinie und nahmen eine horizontale Lage an; bei 3 Keimlingen hingen die Cotylen unter Schlingenbildung abwärts.

Aus diesem Versuche lässt sich schliessen, dass der Hypocotyle wenigstens anfangs dem Zuge, den die Cotylen ausüben, zu folgen strebt.

M. Wyplel[1] hat Versuche mitgetheilt, welche beweisen, dass die Nutation mit grosser Kraft sich vollzieht und hiebei beträchtliche Lasten überwunden werden können. Er fand in einigen Fällen, dass erst ein Gewicht, 30mal grösser als das der Cotylen im Stande war, die Nutation zu unterdrücken. Bei Anwendung geringerer Gegenkräfte stellte sich eine Verlangsamung des Vorganges ein. In anderer Weise brachte J. Dufour[2] Gegendruck zur Anwendung. Er liess die Hypocotyle

---

[1] M. Wyplel. l. c. pag. 10.
[2] J. Dufour l. c. pag. 38.

in engen Glasröhren wachsen; wurden die Keimlinge von *Helianthus* bei einer Länge von 3—4 Ctm. aus der Zwangslage befreit, so erschien die habituelle Nutation, bei älteren, mit 10 bis 15 Ctm. Länge blieb sie aus. Wäre die Nutation nur ein spontaner Vorgang, so hätten bei dieser Versuchsanstellung alle Keimlinge nutiren müssen; thatsächlich sind Hypocotyle von 10 Ctm. noch lange wachsthumsfähig, aber kräftiger und widerstandsfähiger als die jüngeren, daher sie dem Zuge der Cotylen nicht folgen. Es ist also nicht nöthig Dufour's Ansicht beizupflichten.

In der Annahme einer Lastwirkung führte ich auch Versuche mit entlasteten Keimlingen aus. Oben ist schon hingewiesen worden, dass Versuche mit decapitirten Keimlingen für den verfolgten Zweck werthlos sind; so bleiben noch zwei Wege für die Prüfung: man kann durch Rotation des Keimlings den Zug der Cotylen eliminiren oder das Pericarp entfernen.

Werden vorgequollene Früchte von *Helianthus* ihrer Schale beraubt und vertical in Boden gesetzt, so eilen die daraus entwickelten Keimlinge den beschalten im Wachsthume voraus, nutiren schwächer als die mit dem Pericarp versehenen, die Cotylen klaffen weit.[1] Von 20 Keimlingen blieben 7 gerade; bei den übrigen betrug die Nutation 5—40°, zwei zeigten die gewöhnliche Nutation.

Von 12 Keimlingen, zwischen 1·4—3 Ctm. lang, entfernte ich bei sechs das Pericarp; die anfängliche Nutation von 180° war bei diesen am folgenden Tage auf 270° gestiegen; bei den übrigen sechs intacten betrug sie noch 180°. Ältere Keimlinge liessen dieselbe Verschiedenheit erkennen. In der Regel erscheint die Schlingenbildung erst bei grösserer Länge des Hypocotyles, wenn also die Cotylen bereits durch Entleerung der Reservestoffe geringeres Gewicht haben. Gelingt es nun dennoch diese starke Nutation von 270—360° schon bei sehr kleinen Keimlingen durch Entfernung des Pericarps hervorzurufen, so darf auch das als eine Thatsache angesehen werden, die auf Belastung hinweist.

---

[1] Dufour, l. c. pag. 39 spricht von einer Epinastie der Cotylen. Befreite er diese von ihrer Schale und gab sie in Wasser oder feuchte Luft, so divergirten sie bald 80—100°. Ich halte diese Erscheinung für unabhängig vom Wachsthum, weil sie auch in Kalilauge und in Alkohol auftritt.

Zum Rotiren diente ein Uhrwerk, dessen massiver Bau gestattete, Lasten bis zu 2 Kgrm. anzubringen; die Drehungsaxe war horizontal, die in Töpfen gezogenen Keimlinge bewegten sich in einer Ebene normal dazu.

Der Apparat, ein Stundenlaufwerk, stand bei diesen wie bei allen folgenden Versuchen in einem Schranke, dessen Verschluss das Eindringen von Lichtstrahlen abhielt; die Temperatur betrug 15—18° C. Es wurden 20 *Helianthus*-Keimlinge unter beständigem Rotiren zur Entwicklung gebracht; vier blieben ohne jede Nutation, bei den übrigen stieg sie bis 40°; einer nutirte sogar 180°. Wurden bereits nutirende Keimlinge auf den Apparat gesetzt, so war keine Änderung des Zustandes zu erzielen. Fünf Samen von *Cucurbita Pepo* lieferten bei beständiger Rotation Keimlinge, von denen einer mit 9·1 Ctm. ohne Nutation war, ein anderer bis 11·5 Ctm., ebenso 6·3 Ctm., 12·7 Ctm., 5·8 Ctm. Die ruhenden Controlpflanzen aus flach ausgelegten Samen zur Entwicklung gebracht, nutirten 180°. Hingegen lieferten *Soja hispida*, *Phaseolus vulgaris* keinen geraden Keimling, wenn sie rotirten, die Nutation betrug häufig 90°, manchmal mehr Grade. Bei *Cannabis*, *Cheiranthus*, *Linum*, *Lepidium*, *Calendula* gelang es niemals Keimlinge zu finden, die bei Rotation sich anders verhielten als bei Ruhe. Um über den Einfluss des Lichtes auf die Nutation Klarheit zu erlangen, wurden Keimlinge verschiedener Pflanzen im Dunkeln, bei gewöhnlicher Zimmerbeleuchtung und vor einer Gasflamme gezogen.

Die Versuche ergaben, dass bei etiolirten Keimlingen die Nutation im Allgemeinen länger dauert, als bei beleuchteten. Wenn G. Haberlandt[1] meint, die raschere Auflösung der Nutation am Hypocotyl bei *Phaseolus vulgaris* kann durch positiven Heliotropismus zu Stande kommen, so steht dem gegenüber die Thatsache, dass die nutirende Region anfänglich nicht, später nur wenig heliotropisch ist; es dauert die Nutation im Lichte relativ kürzer, weil der Hypocotyle eine geringere Länge erreicht als im Etiolement. Wie aber aus den Messungen Wiesner's[2]

---

[1] B. Haberlandt. Die Schutzeinrichtungen pag. 72.

[2] J. Wiesner. Untersuchungen über die Wachsthumsgesetze der Pflanzenorgane. Sep. a. Sitzb. der k. Akad. d. Wiss. I. Abth. Juliheft 1883. pag. 58 ff.

hervorgeht, ist der Verlauf der Wachsthumscurve, mit welchem die Nutation in Zusammenhang steht, von Licht nicht beeinflusst.

Die bisher mitgetheilten Thatsachen lassen sich in zwei Gruppen bringen. Durch geeignete Lage der Samen und durch Rotation der Keimlinge kann die Nutation aufgehoben oder vermindert werden; durch Entfernung des Pericarps kann die Nutation vermindert und gefördert werden; ersteres bei Beginn, letzteres vor dem Erlöschen.

Diese Reihe von Versuchen deutet auf eine belastende Wirkung der Cotylen. Anderseits ist bekannt, dass die Nutationsebene häufig keine bestimmte Orientirung besitzt und Keimlinge während des Nutirens nicht unbeträchtliche Lasten zu überwinden vermögen.

Daraus lässt sich die Annahme spontaner Vorgänge ableiten. Nunmehr ist es möglich für das Zustandekommen und den Verlauf der Nutation des Hypocotyles, als deren Typus *Helianthus* gelten mag, eine bestimmte Ansicht abzugeben.

In der wachsenden Region des Stengels eines vollkommen geraden Sämlinges treten kleine Verschiedenheiten in der Theilung und Streckung der Zellen auf; dadurch in eine schiefe Lage gebracht, ist den Cotylen Gelegenheit gegeben, ihren Zug nach abwärts auszuüben; die eine Seite wird gedehnt, die andere gedrückt, der Gegensatz beider vergrössert, Vorder- und Hinterseite unterscheidbar. Tritt an einem Punkte der Stengelperipherie ausserhalb der schon bestehenden Nutationsebene vermehrtes Wachsthum ein, so sucht dieses als eine Gegenkraft die Cotylen zu verschieben und ihnen eine neue Lage zu geben. Das Resultat der sich combinirenden Kräfte ist ein Schwanken der Nutationsebene. Bleibt die geförderte Seite längere Zeit dieselbe und sucht das einseitig gesteigerte Wachsthum die Spitze in einem Kreise abwärts und aufwärts zu bewegen, also eine Schlingenbildung einzuleiten, so streben dem die Cotylen entgegen; wird das Pericarp entfernt, so findet beschleunigte Schlingenbildung statt. Die Geradestreckung scheint ein rein spontaner Vorgang, unabhängig vom Geotropismus zu sein.

Bei *Cucurbita Pepo* tritt noch unter Umständen, durch welche die Lastwirkung der Cotylen aufgehoben wird, eine Nutation in der Mediane ein. Ich hatte im dunstgesättigten

Raume Samen mit einer Nadel in verticaler Lage fixirt und fand bei einem Versuche mit vier Keimlingen eine Nutation des Hypocotyles in der Mediane. Bei den normal gestellten Controlpflanzen war die Nutationsebene senkrecht zur Mediane der Cotylen. Es ist allerdings bei dem ersten Versuche die Last des Hypocotyles bedeutend und muss jeder Nutation entgegenwirken; doch das kann nur um so auffallender erscheinen, dass eine sonst minderhäufige Lage hier zur herrschenden wird. Ich bin geneigt, die Nutation in der Berührungsebene der Cotylen für eine rein spontane zu halten, die gewöhnlich erscheinende für eine Combinationswirkung. Der Hypocotyl von *Cucurbita* hat einen elliptischen Querschnitt mit dem grösseren Durchmesser in der Mediane. Werden an geraden Keimlingen die Cotylen aus ihrer verticalen Lage gebracht, so vermögen sie durch ihren Zug den Hypocotyl am leichtesten in der Richtung der kleinen Axe zu biegen; die spontane Nutation erscheint rechtwinkelig dazu, beide Bewegungen combiniren sich, es kann die eine um vieles kräftiger als die andere sein; daraus, dass die Mediane sehr selten als Nutationsebene bei normalen Keimlingen auftritt, ist zu schliessen, dass der Antheil der spontanen Vorgänge ein geringer ist.

Mit weniger Sicherheit lässt sich die Nutation bei *Soja*, *Lepidium*, *Cheiranthus* und *Phaseolus vulgaris* erklären, doch dürfte auch hier überall das Gewicht der Cotylen nicht belanglos sein. Insbesondere werde ich für die zuletztgenannte Pflanze in dieser Auffassung durch nachfolgenden Versuch bestärkt. Samen von *Phaseolus vulgaris*, die mit ihrer Symmetrieebene horizontal liegen, entwickeln Keimlinge mit zwei verschiedenen Nutationen; knapp unterhalb der Cotylen liegt eine in horizontaler Ebene, die typische, darauf folgt die andere in verticaler, durch das Gewicht der Cotylen bedingte; lässt man die Samen bei verticaler Lage der Symmetrieebene keimen, so erscheint constant nur eine Nutation.

II.

Die einfache Nutation des Epicotyles.

Als Untersuchungsobject diente *Phaseolus multiflorus*.

Der Epicotyl nutirt bereits, wenn er zwischen den Cotylen eingeschlossen ist; die Nutation steigt mit der Längenentwicklung

auf 90—180°, manchmal auf 210°; ist dies erreicht, so erfolgt die Auflösung der Nutation unter kleinen Schwankungen. Immer war bei den beobachteten Keimlingen, deren ich 40 bei Temperaturen zwischen 17° und 23°C. im Dunkeln wachsen liess, die Seite, welche nach vorne gegen die Cotylen sah, die concave, die Gegenseite die convexe. Es scheint mir daher mehr ein Zufall zu sein, wenn nach J. Wortmann[1] auch das Gegentheil eintreten soll; derselbe fand einmal die Vorderseite im Wachsthume am meisten begünstigt. Aus der Lage des Embryo ergibt sich, warum die den Cotylen zugewendete Seite concav wird. Auch die Angabe Wortmann's[2] von beträchtlichen Schwankungen, die oft 90° erreichen sollen, fand ich nicht bestätigt. Haben die Keimlinge im Finstern eine Länge von 3—4 Ctm. erreicht, so erfolgt eine Drehung der Nutationsebene um 45—90°, bald nach rechts, bald nach links, die Drehung des Epicotyles nimmt hiebei von oben nach unten ab. Werden die Cotylen noch vor Austritt des Epicotyles mit einem Bindfaden fest umwunden, so kann der sich herausschiebende Epicotyl eine Länge von 12—15 Ctm. erreichen, ohne dass die Nutationsebene von der Mediane abweicht.

Bisweilen bleibt an Samen die Haut intact erhalten, nur an einer Stelle von der auswachsenden Axe durchbrochen, und umschliesst längere Zeit die Cotylen; auch da verändert sich die Nutationsebene nicht. Drängt man hingegen die Cotylen künstlich auseinander, so dass sie weit klaffen, dann verändert der Epicotyl seine Nutationsebene, noch ehe er sich über die obere Kante der Keimblätter erhebt. Die anfänglich vorhandene Neigung in der Mediane zu nutiren lässt sich also durch künstlichen Druck begünstigen. Es ist nebensächlich, ob die Drehung des Epicotyles bei ungehemmter Entwicklung meist mit der Richtung des Windens, wie Wortmann angibt,[3] zusammenfällt, da die untersten Internodien von *Phaseolus* das Vermögen zu winden nicht haben. Wenn derselbe Autor[4] angibt, die Plumula beschreibe einen Kreisbogen, ohne dass die Keimaxe sich tordire, so trifft

---

[1] J. Wortmann, Studien über die Nutation der Keimpflanze von *Phaseolus multiflorus*. Bot. Zeitg. 1882. Nr. 52. pag. 920.

[2] l. c. pag. 917.

[3] l. c. pag. 919.

[4] l. c. pag. 918.

das nur für gewisse Fälle zu. *Phaseolus multiflorus* bietet nämlich zwei Arten von Keimlingen dar, solche mit undulirender Nutation und andere, bei welchen auch eine Flanke eine geringe Begünstigung im Vergleiche zur entgegengesetzten zeigt, die also revolutiv nutiren.

Trägt man auf der Hinterseite Tuschmarken auf, so kann knapp unter dem nutirenden Theile die Reihe der angebrachten Theilstriche seitlich einer neuen Krümmung liegen. Diesen Fall hat Wortmann beobachtet. Häufiger ist jedoch die undulirende Nutation verbunden mit einer Torsion; Keimlinge, an deren Hinterseite mit Tusche eine Längslinie gezogen wird, zeigen dies deutlich; bevor das Längenwachsthum eingestellt wird, ist die Torsion vollendet.

Von der Beleuchtung ist der Grad der Nutation unabhängig, selbst intensives Licht unterdrückt dieselbe nicht; die Dauer ist hingegen im Etiolement grösser als bei continuirlicher Beleuchtung. Die „geeigneten Bedingungen, unter welchen an im Lichte cultivirten Keimpflanzen die Nutation unterbleibt“, konnte ich nicht auffinden.[1]

3 Keimlinge bei 23° C. starkem Sonnenlichte ausgesetzt, nutirten bei

2·6 Ctm.	...210°	2·1 Ctm.	...180°	2·4 Ctm.	...180°
4·3 „	...160°	3·5 „	...180°	3·6 „	...180°
8·1 „	...110°	7 „	...180°	6·5 „	...180°
10·5 „	... 90°	9·2 „	... 90°	8 „	... 90°
11·2 „	... 0°	10·1 „	... 0°	8·8 „	... 0°

Das Wachsthum dauerte noch fort.

3 Keimlinge unter einem geschwärzten Sturze stehend nutirten bei

2·5 Ctm.	...200°	2 Ctm.	...180°	2·5 Ctm.	...180°
5·8 „	...180°	4·5 „	...180°	5·3 „	...180°
10·7 „	...110°	9·6 „	... 90°	10 „	... 90°
12·2 „	... 90°	10·9 „	... 90°	11·4 „	... 90°
14·7 „	... 90°	13·2 „	... 90°	13·9 „	... 90°
22·3 „	... 0°	18·5 „	... 0°	19·3 „	... 0°

Die Epicotyle wuchsen fort.

[1] J. Wortmann l. c. pag. 923.

Wortmann[1] versuchte den Satz zu beweisen, dass die Grösse des Nutationswinkels im Allgemeinen im geraden Verhältnisse zur Wachsthumsgeschwindigkeit des Internodiums steht. Zwei Versuchsreihen werden zu Gunsten dieser Behauptung angeführt. 1. Wird im Dunkeln cultivirten Keimlingen durch Beschneiden oder Entfernung der Cotylen die Zufuhr von Reservestoffen vermindert oder gehemmt, so tritt mit bedeutender Retardation im Wachsthum Geradestreckung ein. 2. Der Boden einer Kiste war mit Sägemehl und Eis bedeckt, die Temperatur schwankte zwischen 9° und 15° C., die Keimpflanzen entwickelten sich langsam und nutirten 10°, 15°, 90°; es nahm eine viel grössere Partie an der Krümmung Theil als im normalen Falle.

Den Einfluss, welchen die Entfernung oder Verstümmelung der Cotylen auf das Wachsthum der Schminkbohne hat, kannten schon Bonnet[2] und Senebier.

De Candolle[3] fand für dieselbe Pflanze, dass auch ohne Samenblätter Keimung stattfindet, dabei bleibt jedoch die Pflanze immer klein und gleichsam ihr eigenes Miniaturbild. Durch die nachstehenden Mittheilungen wird sich ergeben, inwiefern die Nutation durch Herabsetzung des Wachsthums beeinflusst wird. Die Versuche wurden im Dunkeln bei einer Mitteltemperatur von 17·5° C. ausgeführt.

Keimlinge mit intacten Cotylen:

a) 2·8 Ctm. . . . Nut. 180°		*b)* 2·6 Ctm. . . . Nut. 180°	
6·2 „ . . . „ 180°		4·8 „ . . . „ 160°	
9 „ . . . „ 110°		5·7 „ . . . „ 90°	
11·1 „ . . . „ 100°		10·4 „ . . . „ 90°	
13 „ . . . „ 40°		12 „ . . . „ 0°	
13·7 „ . . . „ 0°			

c) 2 Ctm. . . . Nut. 160°
13·1 „ . . . „ 160°
16·4 „ . . . „ 90°
17·4 „ . . . „ 90°
18·3 „ . . . „ 0°

[1] L. c. pag. 922.

[2] Bonnet, Recherches sur l'usage des feuilles etc. Göttingen und Leiden 1754, diese Thatsache mitgetheilt in de Candolle, Pflanzenphysiologie, übers. von Röper, pag. 318; daselbst auch Senebier citirt.

[3] De Candolle, l. c. pag. 319 ff.

Keimlinge mit 1 Cotylen:

a)			*b)*		
2·6 Ctm.	...Nut.	180°	2 Ctm.	...Nut.	90°
5·3 „	... „	110°	3·6 „	... „	90°
7·7 „	... „	90°	5·9 „	... „	160°
9·2 „	... „	45°	13·8 „	... „	90°
9·9 „	... „	0°	17 „	... „	0°
10·1 „	... „	0°			

c)		
3 Ctm.	...Nut.	90°
14·7 „	... „	180°
16·2 „	... „	90°
19·3 „	... „	0°
23 „	... „	0°

Einem Keimlinge von 5·1 Ctm. wurden die beiden Cotylen genommen:

5·1 Ctm.	...Nut.	180°	Der Keimling war auffallend dünn und entwickelte kein Internodium.
6·9 „	... „	180°	
7·8 „	... „	140°	
8·3 „	... „	140°	
8·7 „	... „	90°	
8·9 „	... „	0°	

Einem Keimlinge von 12·4 Ctm. wurden die Cotylen abgeschnitten:

12·4 Ctm.	...Nut.	90°	Das erste Internodium erreichte noch 7·4 Ctm.
13 „	... „	40°	
16·1 „	... „	0°	

Einem Keimlinge von 1·6 Ctm. beide Cotylen genommen:

1·6 Ctm.	...Nut.	90°	Der Keimling hörte zu wachsen auf.
2·2 „	... „	45°	
2·7 „	... „	30°	
4·3 „	... „	0°	

Einem Keimlinge von 1·1 Ctm. fehlten beide Cotylen:

1·1 Ctm.	...Nut.	90°	Der Keimling starb ab.
2·5 „	... „	90°	
3 „	... „	40°	
3·2 „	... „	40°	
3·4 „	... „	40°	

Bei all diesen kümmerlichen Pflanzen war die nutirende Zone kürzer als bei den normalen.

Versuche mit Keimlingen bei niederer Temperatur, die im Mittel 12—12·3° C. betrug, im Etiolement ergaben:

a)	1·5 Ctm. . . . Nut. 180°		*b)*	1 Ctm. . . . Nut. 180°
	3 „ . . . „ 90°			2·6 „ . . . „ 90°
	4·1 „ . . . „ 30°			4 „ . . . „ 20°
	13 „ . . . „ 0°			12·2 „ . . . „ 0°

c)	2·3 Ctm. . . . Nut. 180°
	3 „ . . . „ 90°
	5·2 „ . . . „ 60°
	6·7 „ . . . „ 30°
	10·4 „ . . . „ 0°

Durch Herabsetzung der Intensität des Wachsthums in Folge Verstümmelung oder Entfernen der Cotylen und bei niederer Temperatur kann die Nutation beeinflusst werden, sie ist geringer, verharrt kürzere Zeit auf der Höhe und erlischt früher als bei normal wachsenden Keimlingen. Eine strenge directe Proportionalität zwischen Intensität des Wachsthums und Nutation, wie sie J. Wortmann behauptet, wird aus keinem der mitgetheilten Versuche sich erkennen lassen. Versuche, die ich mit intacten Bohnenkeimlingen bei 27—29° C. unter günstiger Feuchtigkeit ausführte, lieferten mir kein neues beachtenswerthes Resultat.

Durch Rotation wurde die einfache Nutation des Epicotyles nicht geändert, sie ist also von der Schwerkraft unabhängig.

Der Behauptung Wortmann's,[1] dass bei *Phaseolus* die Nutation so lange andauert als der Keimling wächst, stehen zahlreiche Versuche Wiesner's[2] entgegen, denen zufolge die Krümmung lange vor Erlöschen des Wachsthums der Internodien sistirt wird.

Aus den vorliegenden Thatsachen geht hervor, dass die Veränderungen in der Nutation des Epicotyles bei *Phaseolus multiflorus*, durch äussere Einflüsse erzielt, stets nur gering, nie

---

[1] J. Wortmann, l. c. pag. 917, 925.

[2] Wiesner. Die Wachsthumsgesetze etc., pag. 26 ff.

wesentlich sind; deshalb halte ich die fragliche Erscheinung für bedingt durch organisatorische Vorgänge.

III.

Die undulirende Nutation.

Zu der bisher betrachteten einfachen Nutation tritt bei zahlreichen Keimlingen dicotyler Gewächse noch eine zweite, in der Regel weniger deutliche Krümmung nach der entgegengesetzten Seite, wodurch solche Stengel mehr oder minder scharf die Form eines S erhalten. Sachs[1] hatte zuerst darauf hingewiesen, Wiesner[2] eine Untersuchung der Wachsthumsverhältnisse geliefert; dieser nannte die durch eine Umkehrung der Wachsthumsintensität bewirkte Nutation undulirende. Aus seinen heliotropischen, geotropischen und Rotationsversuchen mit *Phaseolus vulgaris*, *Phaseolus multiflorus*, *Soja hispida*, *Helianthus* geht hervor, dass im unteren Theile des Hypocotyles, beziehungsweise Epicotyles die Vorderseite stärker wächst als die Hinterseite, während an der Spitze das umgekehrte der Fall ist.

Solche in undulirender Nutation begriffene Stengelstücke besitzen in jedem Bogen zwei Wachsthumsmaxima. Wortmann[3] bemühte sich, die von Sachs beobachtete Wachsthumsweise (ein Maximum) zu bestätigen. Durch Wiesner[4] ist aber die Frage jedem Zweifel gegenüber gelöst, es existiren zwei Maxima, so lange die Pflanze undulirt; nach erfolgter Geradestreckung ist ein einziges aufwärts wanderndes Maximum vorhanden, ebenso wie im ganz unentwickelten Zustande, vor der Undulation, nur ein Maximum vorhanden ist. Für *Phaseolus multiflorus* wurde von Wiesner gezeigt, in welcher Weise die Nutation durch innere Organisationsverhältnisse bedingt wird. Er fand folgendes: Der Epicotyl, im embryonalen Zustande orthotrop, hat die Gestalt eines schief abgeschnittenen Prisma; die längere Seite wird bei der einfachen Nutation convex, die kürzere concav; erstere ent-

[1] J. Sachs, Lehrbuch, III. Aufl., pag. 759.

[2] J. Wiesner. Die undulirende Nutation, l. c. pag. 33.

[3] Wortmann, Bot. Zeitg. 1882, pag. 933.

[4] Wiesner, Bot. Zeitg. 1883 und Wiesner, Sitzb. l. c., Separ. pag. 26 u. a. O.

hält mehr, letztere weniger Zellen. In Folge der eingetretenen Zugspannung auf der convexen Seite muss hier das Längenwachsthum der Zellen begünstigt werden; die Druckspannung der Gegenseite bewirkt, dass die Zellen hier schmal bleiben und sich theilen; die grössere Zahl der Zellen verursacht bei dem Übertritt in den Dauerzustand, der mit Dehnung sich verknüpft, zuerst Geradestreckung, dann eine der ursprünglichen entgegengesetzte Krümmung und schliesslich wieder Geradestreckung.

Wiesner hob bei seinen Untersuchungen hervor, dass im unteren Theile des Epi-, beziehungsweise Hypocotyles Geotropismus und Heliotropismus wirken können, deshalb legte ich mir die Frage vor, inwieweit die undulirende Nutation von äusseren Factoren abhängig sei.

A. Die undulirende Nutation bei Ausschluss einseitiger Schwerkraftwirkung.

Ich liess Keimlinge von *Cucurbita Pepo* auf dem Rotationsapparate im Dunkeln wachsen und fand sie, von dem schon erwähnten Verhalten der Cotylen abgesehen, auffallend abweichend von den ruhenden. Rotirende Keimlinge zeigten nämlich bisweilen im Hypocotyle einen einzigen grossen Bogen in der Mediane oder es traten zwei bis drei kleinere Krümmungen auf, von denen eine die Lage der Mediane, die andere eine andere Lage hatte. Keimlinge, deren Cotylen auf dem Rotationsapparate nur wenig nutirten, zeigten die undulirende Nutation schärfer als im ruhenden Zustande. Im Lichte ist die Undulation gewöhnlich schwach ausgeprägt.

Auffallender ist die in Rede stehende Nutation schon bei normalen *Helianthus*; im Dunkeln wird sie verstärkt, noch mehr begünstigt durch Rotiren um eine horizontale Axe. Gibt man von zwei fast gleichen Keimlingen einen auf das Drehwerk, lässt den anderen ruhen, so übertrifft der erstere schon nach 24 Stunden den anderen durch grössere Bögen; bei einem Versuche verhielten sich die Krümmungsradien wie 2:9, wobei der Radius im unteren Bogen des rotirenden Keimlinges als erster gesetzt wurde.

Ruhende Keimlinge lassen undulirende Nutation erst bei grösserer Höhe erkennen. Vier Keimlinge dieser Art hatten solche bei 5—7·5 Ctm., vier rotirende bei 2·4—3·5 Ctm. Bisweilen

finden sich bei rotirenden *Helianthus* Übergänge zur revolutiven Nutation, die dadurch zu Stande kommen, dass oben der Hypocotyl eine geringe Krümmung zeigt, im unteren Theile einen Bogen entgegengesetzter Art, aber in derselben Ebene, zwischen beiden stellt sich eine neue Krümmung ein, indem die eine Flanke im Vergleiche zur Gegenseite stärker wächst. Im ruhenden Zustande fehlt diese Erscheinung nicht, ist aber viel seltener. Wiesner hat mehrmals auf solche Übergänge zur revolutiven Nutation hingewiesen.

Der Hypocotyl von *Cannabis sativa*, im ruhenden Zustande mit wenig ausgeprägter Undulation, bildet nach längerem Rotiren oft einen grossen Bogen, eine einzige grosse Schlinge oder mehrere unregelmässige Krümmungen verschiedener Lage. Es hatte bei einem Versuche mit drei Keimlingen von 9·1 Ctm., 5·8 Ctm., 9·4 Ctm., der erste zwei Krümmungen mit dem Radius 2·5 Ctm., 1·5 Ctm., der mittlere einen Bogen mit 2 Ctm., der dritte mit dem Radius 2 Ctm., 2·5 Ctm., 1·5 Ctm., ungeachtet der geringen Nutation an der Spitze; die Krümmungen des letzten Keimlinges fielen in verschiedene Ebenen.

Auch *Soja hispida* verhielt sich ähnlich. Der Hypocotyle von *Phaseolus vulgaris* beschreibt beträchtliche Bögen; unter allen Umständen ist bei den rotirenden Keimlingen die undulirende Nutation schärfer ausgeprägt als bei ruhenden.

Keimlinge von *Tropaeolum nanum* wachsen, wenn sie rotiren niemals senkrecht zur Rotationsaxe; sie zeigen unregelmässige Krümmungen. Ein Keimling von 2 Ctm. hatte bloss undulirende Nutation, nach 5 Tagen vergrösserte sich der untere Bogen und es entstand daraus eine Schlinge; in diesem Zustande wuchs derselbe bis 24·5 Ctm. Ein Keimling von 16 Ctm. hatte ausser der Undulation noch zwei kleinere Bögen ausserhalb der Hauptebene; ein anderer mit 11 Ctm. hatte im ganzen drei Bögen in derselben Ebene.

Die ruhenden Keimlinge dieser Pflanzen unduliren.

Phaseolus multiflorus hat mit den angeführten Pflanzen die lebhaften Nutationen gemeinsam, ebenso finden sich nach mehrtägiger Rotation häufig Individuen mit revolutiver Nutation.

B. Der Erfolg der mitgetheilten Versuche führte zu der Ansicht, dass es umgekehrt durch gesteigertes

Wachsthum, wodurch der Geotropismus begünstigt wird, gelingen könne, die Nutationen zu verringern oder zu hemmen.

Ich cultivirte *Phaseolus vulgaris* in total feuchtem Raume bei 22—23·5° C. unter Lichtabschluss.

Die Nutation betrug bei *a)* 8 Ctm....160°, 19 Ctm....120°, 21·3 Ctm.....0°, *b)* 4·5 Ctm.....90°, 15 Ctm.....180°, 17·6 Ctm....0°; *a* und *b* vollständig gerade.

Im trockenen Raume war die Nutation bei 3 Ctm....180°, 6·4 Ctm....270°, 7·4 Ctm....180°; *b)* 1·8 Ctm....90°, 2·5 Ctm....360°, 4·7 Ctm....270°; es trat bei *a* und *b* die undulirende Nutation stark hervor.

Es übertreffen die Keimlinge im dunstgesättigten Raume ihre Altersgenossen des freien Raumes bedeutend an Grösse, 3·7:1, unterscheiden sich ferner durch den Mangel der undulirenden Nutation. Die vollkommen verticale Lage deutet darauf hin, dass der Geotropismus in seiner Wirkung begünstigt ist und die Nutation überwindet.

Ebenso verhielten sich *Helianthus annuus* und *Phaseolus multiflorus,* letzteres dadurch noch auffallend, dass die Nutation der Plumula bestehen blieb.

Aus dem Vergleiche der drei Arten von Keimlingen, der rotirenden, unter günstigen Bedingungen der Temperatur und Feuchtigkeit wachsenden sowie der normalen ergibt sich, dass die Hypocotyle und Epicotyle ein unregelmässiges Wachsthum besitzen, das zu Nutationen führt, die am Rotationsapparat am ausgeprägtesten erscheinen, bei Hinzutritt des Geotropismus fast ganz aufgehoben oder nur vermindert werden, je nach seiner vom Wachsthume abhängigen Intensität. Es ist zur Zeit noch ungewiss, ob eine einfache Beziehung zwischen Intensität des Wachsthums und Geotropismus besteht; wohl stützen mehrfache Erfahrungen diese Annahme.

Wiesner[1] hat darauf hingewiesen, wie in Folge energischen Wachsthums durch gesteigerte Ernährung Seitenwurzeln geotropischer werden und die Eigenthümlichkeiten der Hauptwurzeln annehmen können; auch Wassertriebe sind energisch geotropisch, weil die Substanzzufuhr eine reichliche ist.

---

[1] J. Wiesner. Das Bewegungsvermögen, pag. 91 ff.

IV.

Die Nutationen von *Vicia sativa* und *Pisum sativum.*

Bei *Vicia sativa* fand Wiesner,[1] dass in Folge unzureichender Beleuchtung oder im Finstern wellenförmige Krümmungen, oft mehrere innerhalb eines Internodiums auftreten. Auch an im Lichte gezogenen Internodien ist die Wellenform zu erkennen, ebenso die Tendenz, diese Krümmungen in der Ebene des Zweigendes zu vollziehen; häufig kommt es vor, dass sich die Nutationsebene des Zweigendes horizontal stellt, darin erfolgt dann auch die undulirende Nutation des Zweiges. Wiesner ist geneigt die Erscheinung zu den spontanen Nutationen zu zählen.

Von den bisher erwähnten Beispielen undulirender Nutation weicht diese Pflanze in zwei sehr wesentlichen Punkten ab: durch eine ziemlich grosse Anzahl von Wellenkrümmungen und durch die Fähigkeit auch in horizontaler Ebene zu nutiren.

Lässt man gequollene Wickensamen in einem dunklen Raume bei 13—19° C. keimen, so merkt man bereits an Sämlingen von 2—3 Ctm. sehr verschiedenes Verhalten bezüglich der Nutation. Es ist nämlich nicht nur die Symmetrieebene der Cotylen jene Fläche, in welcher die ersten Krümmungen sich einstellen, sondern es kann auch die auf diese Lage bezogene rechte oder linke Seite convex werden, während die Plumula in der verticalen, horizontalen oder einer schiefen Ebene nutirt; kurz es kann jede Seite im Wachsthum gefördert werden. Solche Keimlinge zeigen bereits, dass sie nicht zu den undulirenden gehören. Noch deutlicher wird dies, wenn sich mehrere Stengelglieder entwickelt haben; da entstehen häufig korkzieherartige Windungen, neben diesen wachsen Keimlinge mit mehrfachen Wellenkrümmungen nahezu in der Insertionsebene der Blättchen.

Keimlinge, die unter den gleichen äusseren Verhältnissen rotirten, liessen Krümmungen wahrnehmen, die sämmtlich in einer Ebene lagen oder sich der Hauptebene, in der die Blättchen angeordnet sind, näherten; ausserdem ist häufig das Internodium an der Basis, wo das schuppige Blättchen sitzt, abgelenkt. Schraubig gewundene, die unter ruhenden Keimlingen häufig

[1] J. Wiesner. Die undulirende Nutation etc., l. c. pag. 22 ff.

sind, fehlen hier. Durch diese Versuche liess sich der Antheil des Geotropismus an den Nutationen nicht entscheiden.

Ich stellte nun Wickenkeimlinge horizontal und vertical invers auf. Zwölf Keimlinge mit 3—4 Krümmungen wurden horizontal gelegt und verblieben durch 20 Tage in dieser Richtung; 5 Keimlinge bildeten die neuen Internodien in horizontaler Lage aus, zeigten aber unregelmässige Krümmungen, 2 richteten sich vertical, die übrigen schief auf. Es muss bemerkt werden, dass hier verschiedene Seiten nach unten lagen. Kehrten wenig nutirende Keimlinge ihre Vorderseite abwärts, so trat mehr minder deutlich Aufkrümmung durch Geotropismus ein; in der schiefen oder verticalen Richtung des Internodiums begannen die Nutationen neuerdings. Die inversen Sämlinge wuchsen stets eine Strecke horizontal ohne zu nutiren, krümmten sich dann aufwärts und nutirten.

Es gibt jedoch andere Bedingungen, unter welchen *Vicia* energisch geotropisch wird. Werden Keimlinge in einem dunstgesättigten Raume bei 16—20° C. gezogen, so unterbleibt bisweilen die Hakenbildung an der Spitze, immer aber die wellenförmige Krümmung; die Internodien erreichen eine beträchtliche Länge ohne jede Nutation, besitzen einen kleineren Querschnitt als gleich alte, freistehende Sämlinge. Etiolirte, so behandelte Keimlinge wuchsen in 5 Tagen zu 11·4 Ctm., 10 Ctm., 7·3 Ctm., 5·2 Ctm. heran, während freistehende mit Nutationen 3·7 Ctm., 3·5 Ctm., 2·9 Ctm., 2·4 Ctm. massen. Wurden im feuchten Raume Keimlinge invers gestellt, so trat nach 4^h Geotropismus ein, Nutation unterblieb. Wurden gerade Keimlinge des feuchten Raumes in einen trockenen versetzt, so fiel der hier zugewachsene Theil durch seine Dicke auf, er nahm zu dem früheren, verticalen Theile eine geneigte, bisweilen rechtwinkelige Stellung an und führte Nutationen aus. Bei jüngeren Keimlingen von 4—5 Ctm. rückte die Verdickung bis zur Basis, bei älteren, 10—12 Ctm. langen, nur wenig abwärts. Mit dieser Zunahme im Querschnitt war immer das Eintreten der Krümmungen verbunden, selbst dort, wo diese früher fehlten. Die mikroskopische Prüfung ergab, dass nicht Theilung von Zellen die Verdickung bedingte, sondern lediglich die Dehnung der Zellwände; insbesondere sind die Parenchymzellen daran betheiligt. Im feuchten Raume haben

die Keimlinge Parenchymzellen mit auffallend kleinem Querdurchmesser, relativ bedeutender Länge. Es verhielten sich z. B. die Querdurchmesser der Zellen aus der 3. Reihe des Rindenparenchyms bei feuchter und trockener Cultur wie 7·5:10·62, die Längen wie 54·12:11·25 (Mittel aus 12 Messungen). Reinke, Sorauer u. A. [1] haben bei verschiedenen Pflanzen eine ähnliche Begünstigung des Längenwachsthums durch gesteigerte Feuchtigkeit gefunden und ebenfalls durch Messungen die ausserordentliche Streckung der Zellen nach der Längsrichtung dargelegt.

Wurden Keimlinge von *Vicia* unter einem geschwärzten Sturze bei 25° C. cultivirt, so boten sie wohl auch Nutationen dar, die besassen aber stets grosse Radien und lagen weniger unregelmässig als bei Culturen unter wenig günstigen Bedingungen. Ein Keimling von 11 Ctm. hatte 2 Bögen mit einem Radius von 1·5 Ctm. und 2 Ctm.; *b)* 9 Ctm., $r_1 = 3$ Ctm.; *c)* 14 Ctm., $r_1 = 2$ Ctm., $r_2 = 2$ Ctm., $r_3 = 3 \cdot 5$ Ctm., während die Krümmungsradien frei exponirter Sämlinge zwischen 0·5—1 Ctm. schwankten.

Aus dem bisher Mitgetheilten ergibt sich, dass unter den Bedingungen, die das Wachsthum in querer Richtung fördern, Nutationen stärker und unregelmässiger werden, der Geotropismus zurücktritt; bei Förderung des Längenwachsthums stellt sich eine Umkehrung des Verhältnisses ein. Dort, wo die unregelmässigen Krümmungen fehlen, ist die einfache Nutation noch vorhanden, daraus ergibt sich, dass beide verschiedener Natur sind.

Für *Pisum sativum* schildert Wiesner [2] den Verlauf des Wachsthums folgendermassen. „Die epicotylen Stengelglieder erhoben sich mit mehr weniger starker convexer Vorwärtskrümmung in die Höhe, krümmten sich dann bald abwärts und wuchsen in einer wenig von der wagrechten abweichenden Richtung wellenförmig fort; das Stengelende der epicotylen Axe und der folgenden Internodien nutirte; die Nutationsebene wich in der Regel von einer Verticalebene nur wenig ab; in jener Ebene liegen in der Regel auch die genannten concaven oder convexen Krümmungen. Die Zahl der Bögen innerhalb der ein-

---

[1] J. Reinke, Bot. Zeitg. 1876, pag. 138—139. A. Sorauer, Bot. Zeitg. 1878, Nr. 2.

[2] J. Wiesner. Die undulirende Nutation, pag. 24 ff.

zelnen Stengelglieder ist zumeist grösser als 2, oft beträgt sie 4, 5, aber auch mehr." Die Nutationen sieht Wiesner als spontane an, „welche durch die Gravitation nur bis zu einem gewissen Grade modificirt werden können." Etiolirte Keimlinge sind in der Regel stark geneigt; entweder in der horizontalen oder in einer davon wenig abweichenden Richtung ihre unregelmässigen Krümmungen ausführend. Auch hier kann jede Seite des im Querschnitte rundlichen Stengelgliedes convex werden, wie dies oben für *Vicia* angegeben wurde; die Krümmungen sind hier schwächer.

Geotropismus beeinflusst den Wachsthumsmodus in geringem Grade, was schon aus den Versuchen Wiesner's hervorgeht. Bei raschem Wachsthume in dunstgesättigtem Raume und bei erhöhter Temperatur, 23·5° C., bleiben die Krümmungen aus. Die Stengelglieder sind dünn und lang, bieten dasselbe Verhalten wie die ähnlich cultivirten Wickenkeimlinge. Sämlinge aus dem dunstgesättigten Raume plötzlich starker Transpiration ausgesetzt, wachsen in die Dicke, richten den neugebildeten Theil schief zu der bisher eingenommenen Verticalstellung. Vollkommen gerade Keimlinge von 7—8 Ctm. wurden unter einen Sturz gebracht, unter welchem auch ein Schälchen mit Schwefelsäure zur Aufnahme des Wasserdampfes sich befand, da zeigten die neugebildeten Theile auffallend die grössten Verschiedenheiten in der Lage. Auf dem Rotationsapparate unterblieben die Krümmungen nicht, die Keimlinge nahmen aber nicht die bedeutende Lagerung an, die den Controlpflanzen eigen war.

Pisum, das sich, wie zu ersehen, in mehrfacher Hinsicht wie *Vicia* verhält, weicht dadurch hauptsächlich ab, dass der Epicotyl und die folgenden Internodien bei verzögertem Wachsthum und unter Einfluss des Geotropismus sich horizontal stellen und verschieden orientirte Nutationen vollführen; schraubige Windungen beobachtete ich unter den Culturen nicht.

V.

Nutationen bei Monocotylen.

Viele Keimpflanzen dieser Classe besitzen einen scheidigen Cotylen, der die Primordialblätter vollständig umschliesst. Bei

den Gräsern ist derselbe anfänglich orthotrop, von messerförmiger Gestalt, daher leicht im Stande ohne Nutation den Boden beim Keimen zu durchbrechen. Um bei Grassämlingen Nutationen prägnant beobachten zu können müssen Licht und Schwerkraft ausgeschlossen werden.

Werden Sämlinge von *Cynosurus cristatus* auf den Rotationsapparat gesetzt, so lange sie noch nicht über 0·5 Ctm. sind, so tritt nach 2—3^h eine auffallende Krümmung des Cotylen ein; nach längerem Rotiren, 24^h, wird diese oft derart gesteigert, dass sich der Cotyle mit der Spitze in den Boden des Töpfchens einbohrt. Grössere Keimlinge, über 0·5 Ctm. zeigten die Krümmungen erst nach Ablauf längerer Zeit oder, war der Cotyle dem Auswachsen nahe, es unterblieb die Nutation überhaupt. Die durch Rotiren erzielte Krümmung wurde vermindert bei Durchbruch der Primordialblätter; vereinzelt war auch eine gänzliche Aufhebung der Nutation zu beobachten, sobald die Blätter aus dem Spalt de Cotylen heraustraten. Mit Rücksicht auf die Ober- oder Unterseite des ersten hervorbrechenden Blattes hat die convexe Seite des Cotylens keine constante Lage; dies beweist auch, dass die Krümmung nicht allein einer vermehrten Hyponastie oder Epinastie der Blätter zuzuschreiben ist, sondern zum Theile ihren Sitz hat in dem Cotylen. Übereinstimmendes Verhalten boten Keimlinge von *Holcus mollis*, *Aira flexuosa*, *Calamagrostis silvatica*, *Poa annua*. Auf die unregelmässigen Krümmungen von *Phalaris* hat bereits Darwin [1] aufmerksam gemacht. Lässt man solche Keimlinge rotiren, so bilden sie entweder einen Bogen oder sind S-förmig oder der Hypocotyle krümmt sich nach anderer Richtung als der Cotyle; auch Einrollungen finden statt.

Keimlinge von *Hordeum vulgare* zeigten nach 24^h am Rotationsapparat deutliche Nutation; häufig war die Spitze in den Boden gebohrt; bei grösseren, über 1 Ctm. langen Cotylen blieb die Erscheinung oft aus. Um den Antheil der Primordialblätter bei dieser Nutation festzustellen, wurden Keimlinge von 2·1 Ctm., 0·8 Ctm., 1·5 Ctm. ihres Cotylen durch einen Ringschnitt an der Basis beraubt und auf den Rotationsapparat gesetzt; wurden die zarten, nun blossgelegten Blättchen genügend feucht erhalten, so

---

[1] Darwin Ch. Das Bewegungsvermögen, pag. 51 a. O.

wuchsen sie ungestört weiter und krümmten sich entsprechend der Hyponastie des ältesten, äussersten, d. h. es war dasselbe auf seiner Unterseite convex.

Weit intensiver ist die Nutation bei Keimlingen von *Zea Mays*. Sämlinge bohren sich am Rotationsapparat nach 12^h in den Boden, nach längerer Zeit kann es zu einer spiraligen Krümmung kommen; auch hier zeigen die Primordialblätter Nutation nur in einem Sinne.

Da gerade die Keimlinge, welche das verhältnissig stärkste Dickenwachsthum zeigen, am schärfsten und unregelmässigsten nutiren, so darf als Ursache der Nutation die ungleiche Wachsthumsfähigkeit der Zellen im Cotylen angesehen werden; die Primordialblätter sind, so lange sie noch umhüllt werden, hyponastisch, können die spontane Nutation verstärken oder vermindern; sind sie aber nahe daran durchzubrechen, erscheinen sie kräftig epinastisch und hemmen die Nutation des Cotylen, dessen Wachsthumsfähigkeit dann selbst zu erlöschen beginnt.

Sachs, G. Haberlandt und Darwin [1] haben die Krümmung des Keimlinges von *Allium Cepa* beschrieben. Der Cotyledo desselben ist fast in der Mitte spitzwinkelig gekrümmt, am Scheitel des Winkels sitzt ein kleiner Höcker aus Parenchymzellen, de vielleicht beim Durchtritt des Scheidenblattes durch den Boden eine Rolle spielt. Beide Schenkel des Knies wachsen für sich; an dem Ende des dickeren brechen die Wurzeln hervor, das dünnere Ende des zweiten Schenkels ist in dem Endosperm schraubig gewunden, wird erst frei, wenn die Reservestoffe verbraucht sind. Während der absteigende dickere Schenkel lange fortfährt zu wachsen, stirbt der andere von der Spitze herab. Im Lichte ergrünt der Cotyle rasch und bildet das erste assimilirende Organ, durch einen Längsriss in ihm treten die Blätter heraus. Wird der Same nicht, wie im vorigen Falle, von Erde bedeckt, so bildet der Cotyledo ein Knie mit weit grösserem Winkel, der dünnere Schenkel ist horizontal oder steigt über diese Lage hinaus. Der übrige Theil des Samens fällt früher ab oder trocknet ein, ehe

---

[1] J. Sachs. Über die Keimung des Samens von *Allium Cepa*, Bot. Zeitg., 1863, pag. 57 ff. G. Haberlandt. L. c. pag. 77. Ch. Darwin. Das Bewegungsvermögen, pag. 48.

alle Reservestoffe aufgezehrt sind, solche Keimlinge sterben im Dunkeln bald ab; im Lichte übernimmt hingegen der Cotyle die Assimilation, die Keimlinge können sich fortentwickeln.

Nach Sachs erfährt der Cotyle bei seiner Streckung nach dem Austritte eine geotropische Abwärtskrümmung, wodurch die Wurzel in die vortheilhafte Lage gebracht wird. Ich liess Samen in zwei Töpfchen keimen, das eine verblieb in normaler Stellung; das andere wurde um 180° gedreht, so sah die Wurzel aufwärts, der Cotyle abwärts. Die Keimung verlief anfangs bei beiden gleich; nach längerer Dauer trat aus dem Boden des zweiten Töpfchens die Wurzel heraus und der knieförmige Cotyle krümmte sich leise in der Nähe des Scheitels geotropisch aufwärts. Wäre der junge Cotyle im Sinne Sachs' positiv geotropisch, so könnte bei dieser Versuchsart wie bei rotirenden Keimlingen keine Übereinstimmung im ersten Verlaufe der Nutation bestehen. Mir ist es daher wahrscheinlich, dass die Wurzel activ in den Boden dringt und das zwischen dem oberen Ende dieser und dem Samen heraustretende Stück des Cotylen eine spontane Krümmung besitzt, die in Folge der Befestigung der Endstücke bei weiterem Wachsthume immer schärfer wird und durch den sich vergrössernden Gewebehöcker an Beweglichkeit verliert. Im Wachsthume verhält sich jeder Schenkel wie ein Internodium. Der Hauptsache nach gleich verlief das Eindringen und die Nutation des Keimlings am Rotationsapparate.

Zusammenfassung der gewonnenen Resultate.

1. Die einfache Nutation des Hypocotyles bei *Helianthus, Cucurbita Phaseolus vulgaris* ist zum Theile eine spontane Erscheinung, zum Theil auf die Belastung durch die Cotylen zurückzuführen.

2. Die einfache Nutation des Epicotyles ist rein spontan und an eine gewisse Wachsthumsgrösse gebunden.

3. Die undulirende Nutation wird begünstigt durch Ausschliessen einseitiger Wirkung der Schwere und Abschluss des Lichtes, geht allmählig in die revolutive Nutation über.

4. Die unregelmässigen Nutationen von *Vicia sativa* und *Pisum sativum* sind an eine Hemmung des Längenwachsthums

und an eine relative Förderung des queren Wachsthums geknüpft.

5. Auch Monocotylen fehlt im Stadium der Keimung das Vermögen zu nutiren nicht.

Zum Schlusse der Arbeit erfülle ich die angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Jul. Wiesner tiefgefühlten Dank auszusprechen für die zahlreichen Rathschläge bei der Ausführung der Versuche, die bereits im Sommer 1883 abgeschlossen wurden.
